DOI:10.11931/guihaia.gxzw201810030

UV-B 辐射对神农香菊萜类物质合成及其相关基因表达的影响

何淼，王霁佳，高文杰，刘洋，周蕴薇*

（东北林业大学园林学院，哈尔滨 150040）

摘要：该研究以神农香菊为材料，用强度为 400 μw·cm^{-2} 的紫外光 UV-B 对其进行辐射处理，辐射时间分别为 0、0.5、1、2、4 h，探讨 UV-B 辐射对神农香菊萜类物质合成及其相关基因表达的影响。结果表明：较短时间的 UV-B 辐射对神农香菊萜类物质合成相关基因表达量有明显的促进作用。与对照相比，0.5、1、2、4 h 处理对相关基因表达量均有不同程度的提高。同时在 2 h 处理下 *HMGR*、*DXR*、*TPS*、*GPS* 基因的相对表达量达到最大值。在 4 h 处理下 *FPS* 和 *DXS* 的相对表达量达到最大值，其中 *FPS* 基因表达量变化最显著，为对照的 69 倍。MVA 途径中，去氢白菖烯、杜松萜烯的含量与 *FPS* 基因表达量 4 h 内持续上升的变化趋势保持一致。1-石竹烯与 *HMGR* 的变化趋势保持一致，表现为先升高后降低。MEP 合成途径中，α-侧柏酮、崖柏酮、β-侧柏酮的含量呈现与 *DXR*、*GPS*、*TPS* 基因表达量相同的变化趋势。桉树脑在 UV-B 辐射 4 h 内持续上升，与 *DXS* 基因的变化一致。由此可以推断，UV-B 辐射通过影响各自途径中一些关键基因的表达量，进而影响了神农香菊萜类物质的合成量。

关键词：神农香菊，UV-B 辐射，萜类物质，基因表达

中图分类号：S682.1　　　　**文献标识码：**A

Effects of UV-B radiation on biosynthesis of terpenoids and expression of related genes in *Dendranthema indicum* var. *aromaticum*

HE Miao, WANG Jijia, GAO Wenjie, LIU Yang, ZHOU Yunwei*

(*College of Landscape Architecture, Northeast Forestry University*, Harbin 150040)

Abstract: In this study, *Dendranthema indicum* var. *Aromaticum* was used as material. We examined the changes of biosynthesis of terpenoid and expression of related genes in *Dendranthema indicum* var. *aromaticum* following the treatment of different duration (0, 0.5, 1, 2, 4 h) of 400 μw·cm^{-2} UV-B radiation. The results showed that the short time of UV-B radiation can significantly promote the expression of related genes in *Dendranthema indicum* var. *aromaticum*. Compared with the control, 0.5, 1, 2, 4 h treatment of UV-B radiation increased the expression of related genes. Meanwhile, relative expressions of *HMGR*, *DXR*, *TPS*, *GPS* reached the peak after 2 hours' treatment of UV-B radiation. As well as the relative expressions of *FPS* and *DXS* reached the maximum at 4 hours' treatment. A significant increase in *FPS* gene expression was found when plant exposed to 4 hours of UV-B duration (69 times compared with control). In mevalonate

基金项目：国家自然科学基金项目（31870687）；中央高校基本科研业务费专项资金项目（2572017BA08）[Supported by the National Natural Science Foundation of China（31870687）；Basic Research Business Program Foundation Project of The Central University（2572017BA08）]。

作者简介：何淼（1975-），女（满族），辽宁本溪人，博士，副教授，主要从事园林植物种质资源研究，（E-mail）hemiao_xu@126.com。

***通信作者：**周蕴薇，博士，教授，主要从事园林植物种植资源研究，（E-mail）dlzhyw@nefu.edu.cn。

pathway(MVA), the contents of calamenene, cadinene increased following the change of *FPS* gene expression during 4 hours of UV-B radiation. The change of the content of 1-caryophyllene was consistent with the change of *HMGR* gene expression, which increased first and then decreased. In the pathway of 2-methyl-D-erythritol-4-phosphate (MEP), the contents of α-thujone, thujone and β-thujone showed the same trend as the expressions of *DXR*, *TPS*, *GPS*. The content of cajuputole generally increased during 4 hours' treatment responding to the change of *DXS* gene expression. In summary, the data indicated that UV-B radiation impacted some key genes' expressions, then changing the regulation of terpenoid biosynthesis in *Dendranthema indicum* var. *aromaticum*.

Key words: *Dendranthema indicum* var. *Aromaticum*, UV-B radiation, terpenoid, gene expression

神农香菊（*Dendranthema indicum* var. *aromaticum*）是菊科菊属植物，分布于湖北神农架地区（刘启宏和张树藩，1983），有清热解毒、杀菌消炎、平肝明目、散风降压的功效（刘启红等，1986）。神农香菊全株都具有特殊的香气，因此成为菊科菊属中重要的芳香型观赏花卉。神农香菊这种自然香气在菊科植物中十分罕见，不仅具有广阔的园林应用前景，而且对研发具有浓香型菊科新品种具有重要的意义。在我们课题组前期的研究中已经发现神农香菊叶片、花瓣表面均密被腺毛。神农香菊植株的香气与腺毛分泌物中的萜烯类等化合物有密切关系（何淼等，2015），而与萜类化合物合成相关的基因可以有效调控植物体内的萜类化合物的种类和含量。

萜类化合物是指由不同数量的异戊二稀（C5H8）单元所组成的化合物及其衍生物。目前已经发现了两条主要的萜类物质生物合成途径，甲羟戊酸途径（mevalonate pathway, MVA）和甲基赤藓糖醇-4-磷酸途径（methylerythritol-4-phosphate pathway, MEP）（Dudareva et al, 2005）。植物萜类化合物生物合成途径中的相关酶种类多种多样，酶基因不仅决定了后续反应中合成萜类产物的种类，还对产物积累的量具有重要调控作用。目前研究较多的有位于MVA 途径中的 *HMGR*、*FPS* 等（Chappell, 1995；嵇保中等，2007），以及位于 MEP 途径的 *DXS*、*DXR*、*GPS* 等（Malhotra et al, 2014；张玲等，2013）。而 *TPS* 同时位于两种途径的下游，催化底物生成单萜、倍半萜或二萜（Martin et al, 2012）。这些关键酶基因可以催化形成萜类化合物的各种前体以及中间体（唐亮等，2014），它们位于合成途径的重要分支点或者在产物形成的下游位置。若是能通过生物学手段来调节这些关键酶基因在植物体内的相对表达量，就可以不断地来提高相关萜类物质的产量。

植物萜类化合物的合成在受植物不同发育阶段影响的同时，昆虫、病原菌等生物以及光照、温度、湿度等非生物因子也对植物萜类的生物合成产生影响（梁宗锁等，2017）。在光生态因子中，UV-B 辐射是极其重要的一类，它能直接或间接影响植物的形态、生物量、光合作用、生理代谢、蛋白质和核酸等，从而影响植物的生长发育（蒲晓宏等，2017）。受 UV-B 辐射后一些植物的基因表达、酶活性及次生代谢均会发生变化（Searles et al, 2001）。

本研究利用紫外线 UV-B 对引种于湖北神农架地区的神农香菊进行辐射处理，采用 GC/MS 和 qRT-PCR 技术对不同辐射时间下的神农香菊叶片萜类物质及其相关基因进行检测分析，初步从 UV-B 辐射对神农香菊萜类物质合成及其相关基因表达方面进行相关影响的研究。

1．材料与方法

1.1 试验材料

供试神农香菊引自湖北神农架地区（110°23′57″E, 31°28′07″N），并成功培育于东北林业大学园林学院苗圃内。于 2017 年 5 月选取长势整齐一致的神农香菊健壮茎尖进行扦插，待

扦插苗生根后，换土上盆，在东北林业大学园林学院温室中培养。植株培养 35 d 左右，待其长出 7~8 片功能叶时，取生长健壮、整齐一致、无病虫害的植株进行试验。

1.2 试验方法

1.2.1 UV-B 辐射处理

选择长势一致的神农香菊植株，用 UV-B 紫外灯（南京华强电子有限公司）进行辐射处理。以植株上数第 3 片功能叶辐射强度为 400 $\mu w \cdot cm^{-2}$（由深圳欣宝瑞仪器有限公司生产的 UV340B 紫外线辐照计测定）设置 UV-B 紫外灯辐射强度。将用于试验的神农香菊植株分为 5 个组，每组 5 棵，3 次重复。分别辐射 0、0.5、1、2、4 h。在 5 个不同 UV-B 辐射时间内取样，5 个分组各取 3 g 植株的第 3 片功能叶片（约 12~15 片叶），使用液氮速冻保存到-80 ℃冰箱备用。

1.2.2 神农香菊萜类物质合成相关基因分析

按照 TRNzoI Universal 总 RNA 提取试剂（TIANGEN）说明书提取不同处理后神农香菊叶片总 RNA，ReverTra Ace qPCR RT Master Mix with gDNA Remover 反转录试剂盒合成 cDNA，样品保存于-20 ℃冰箱。依据神农香菊转录组数据中 *HMGR*、*DXR*、*TPS*、*GPS*、*FPS*、*DXS* 基因序列，用 Primer Premier 5.0 软件设计相应引物。根据荧光定量试剂盒（TransStart® Top Green qPCRSuperMix）以 *CmEF1α* 为内参基因进行荧光定量 PCR，每个样品做 3 个重复。用于 qRT-PCR 检测的引物序列见表 1。利用公式 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 进行基因相对表达量的计算（Livak & Schmittgen, 2001）。

1.2.3 神农香菊叶片萜类物质提取与分析

将保存于-80 ℃冰箱的神农香菊叶片材料放入研钵中充分研磨至粉末状，先后在 3 个装有 100 mL 二氯甲烷的烧杯中浸提，分别浸提 3 次，每次浸提 2 s，用装有 20 g 无水硫酸钠的漏斗将浸提液过滤至圆底烧瓶中，接着置于旋转蒸发仪中 40 ℃浓缩，随后将浓缩液移至棕色进样瓶中，并定容至 0.5 ml，保存于 0 ℃冰箱中备用（Hu et al, 2012）。

采用 GC-MS 气质联用仪(美国 Hewlett-Packard 公司)对叶片表面分泌物进行分析。GC 条件：色谱柱 HP-5MS（30 m×0.25 mm×0.25 μm）弹性石英毛细管柱，进样量 1 μl，分流比 5:1，程序升温：首先设定 50 ℃时间 30 min，随后以 5 $℃\cdot min^{-1}$ 的速率升温至 160 ℃，最终设定温度升高的速率为 10 $℃ \cdot min^{-1}$，升至 270 ℃，溶剂延迟时间设为 3.5 min。MS 条件：以 EI 源为电离方式，设置仪器四极杆的温度为 150 ℃，离子源的温度为 230 ℃，接口的温度为 280 ℃，电离能量设为 70 eV，电子倍增器的电压设置 2100 V，扫描范畴(m/z)4-500，标准质谱图库 NIST08L。

鉴定方法：采用 Turbo Mass 5.4.2 GC/MS 软件对神农香菊的萜类物质进行分析。利用峰面积归一法对每种组分的相对含量进行计算。

1.3 数据处理与分析

测得数据使用 SPASS17.0 进行相关性分析，采用 Excel2003 进行计算和绘制图表。

表 1 荧光定量 PCR 相关基因的引物

Table 1 Related gene primers used in qRT-PCR

引物名称 Primer	引物序列(5’-3’) Primer sequences(5’-3’)
CmEF1α	F: AGCTGAGCAGACTCCCGATG R :CTGAGGTGTTCTTGTGGCATACC
HMGR	F : GCGTCGTTTATCTACCTTATTGGC R: CGCTTTTATCACCTCCTCATCCT
DXS	F : GCTATGAATAATGCTGGCTACCTTG R: AGCTCCTTGACCACTCACTACTCCT

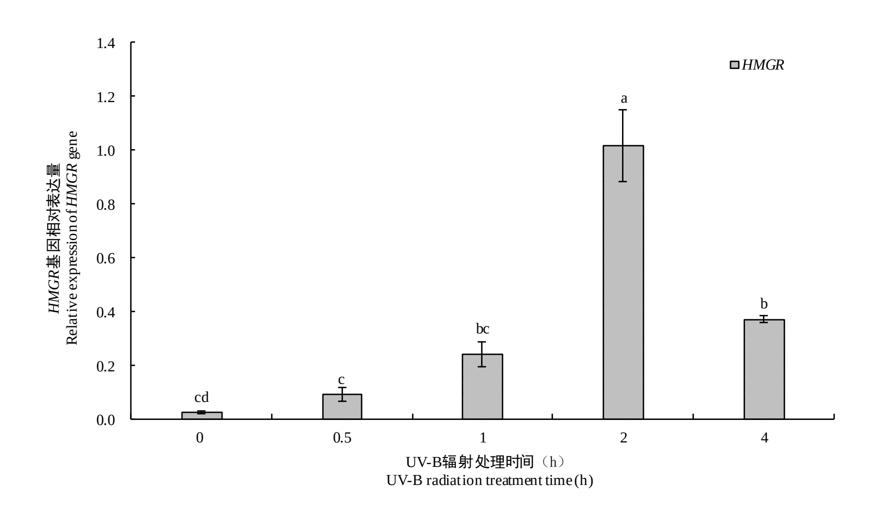
DXR	F: GATCACCGTTGACTCTGCCA R: CAAAGATCAAGACGGGGCCA
GPS	F: AGCAATCCATCCTTGGCTTTCA R:CTTCCCTTCAACGCCCATCTT
TPS	F: GTGGCGCAAGTCCCACATTA R: ACGGCGACCTTCGTTATTGTT
FPS	F:TTTTGGTGCTCCCGAGGTGA R:AGCCGCAGGGTCTTTTTTCC

2．结果与分析

2.1 UV-B 辐射对神农香菊萜类物质合成相关基因表达量的影响

以神农香菊 *CmEF1α* 为内参基因，在 UV-B 辐射 4 h 内采用 qRT-PCR 技术对 *HMGR*、*DXR*、*TPS*、*GPS*、*FPS*、*DXS* 的表达强度情况进行检测，结果显示如下：

随 UV-B 辐射处理时间的延长，*HMGR*、*DXR*、*TPS*、*GPS* 基因表达量先升高后降低（图 1-4）。*HMGR*、*DXR*、*TPS*、*GPS* 基因表达量在 UV-B 辐射期间的前 0~1 h 平稳增长，在辐射的第 2 h 相对表达量出现明显升高，均达到辐射处理期间的最大值，对比 0 h 的相对表达量差异性显著，变化幅度也最高。在随后的第 4 h 出现明显下降趋势。



注：不同小写字母表示各处理间差异显著（P<0.05）。下同。

Note: Different small lettres indicate significant differences among treatments (P<0.05). The same below.

图 1　UV-B 辐射对神农香菊叶片 *HMGR* 表达的影响

Fig.1 Effect of UV-B radiation on *HMGR* gene expression of *Dendranthema indicum* var. *aromaticum* leaves

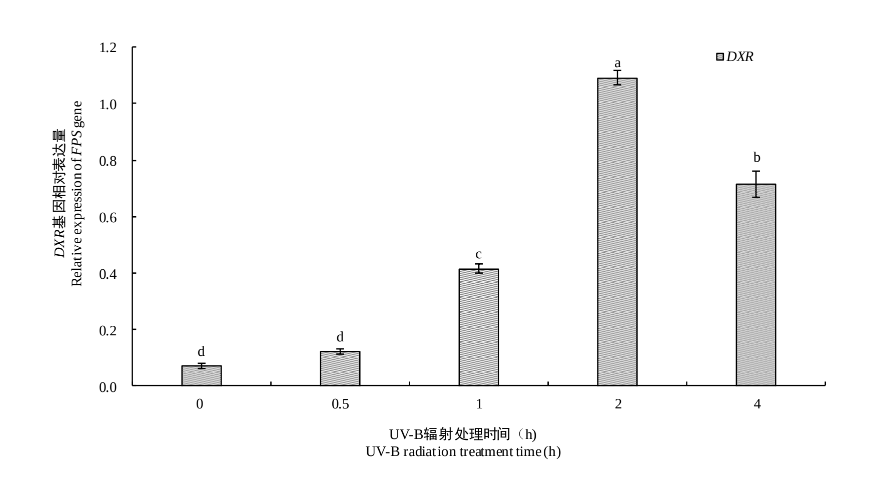


图 2　UV-B 辐射对神农香菊叶片 *DXR* 表达的影响

Fig.2 Effect of UV-B radiation on *DXR* gene expression of *Dendranthema indicum* var. *aromaticum* leaves

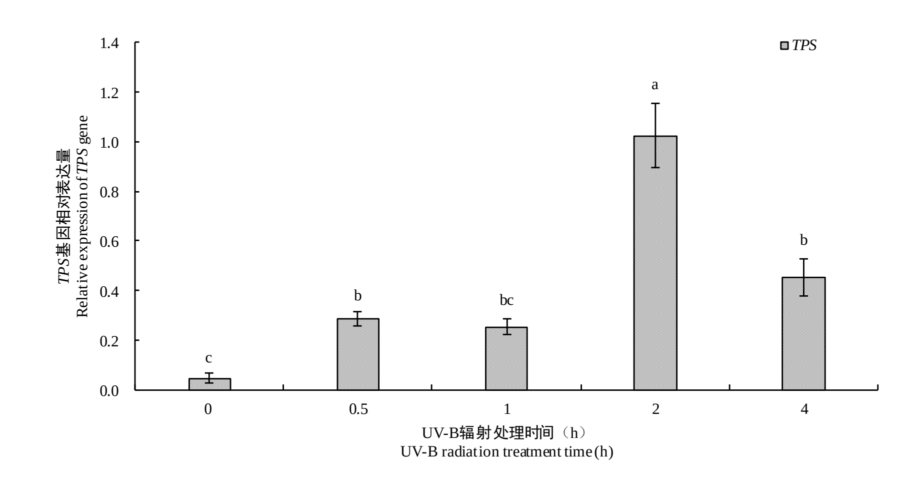


图 3　UV-B 辐射对神农香菊叶片 *TPS* 表达的影响

Fig.3 Effect of UV-B radiation on *TPS* gene expression of *Dendranthema indicum* var. *aromaticum* leaves

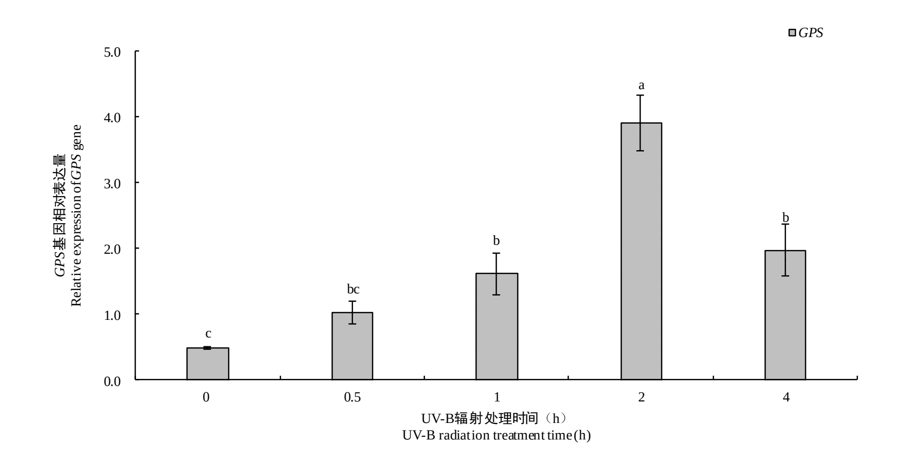


图 4　UV-B 辐射对神农香菊叶片 *GPS* 表达的影响

Fig.4 Effect of UV-B radiation on *GPS* gene expression of *Dendranthema indicum* var. *aromaticum* leaves

FPS 和 *DXS* 的相对表达量在 UV-B 辐射处理期间出现明显变化（图 5-6），具体表现为，*FPS* 基因的相对表达量在 0.5 h 内急剧上升后在 2 h 内变化较小，相对表达量在第 4 h 达到最大值，此时 *FPS* 基因的相对表达量较 UV-B 辐射处理 0 h 有显著性差异，总体上呈现一直上升的趋势；*DXS* 基因的相对表达量在 0.5 h 内变化不明显，在第 1 h 和第 2 h 内上升迅速，在第 4 h 达到最大值，这时 *DXS* 基因的相对表达量较 0 h 有显著性差异，总体上呈现亦一直上升的趋势。*FPS* 和 *DXS* 的相对表达量在 UV-B 辐射处理期间随着时间的延长而一直上升，在第 4 h 时达到最大值。其中 *FPS* 基因表达量变化最显著，在 4h 为对照的 69 倍。

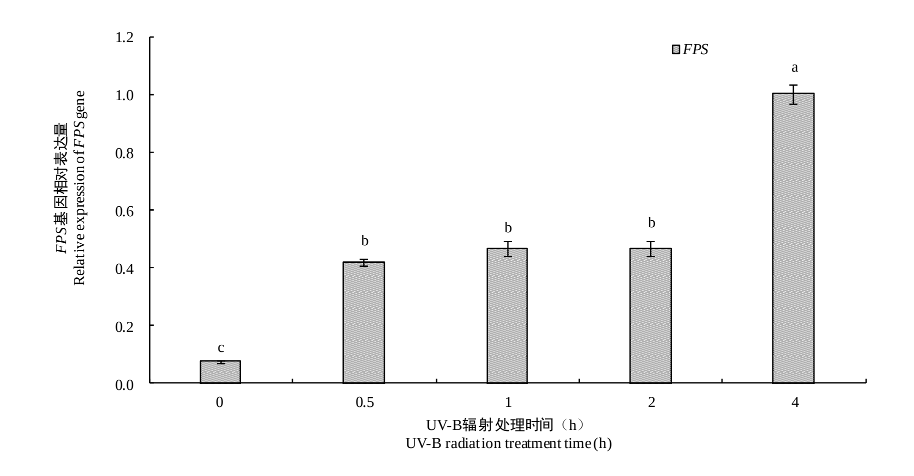


图 5　UV-B 辐射对神农香菊叶片 *FPS* 表达的影响

Fig.5 Effect of UV-B radiation on *FPS* gene expression of *Dendranthema indicum* var. *aromaticum* leaves

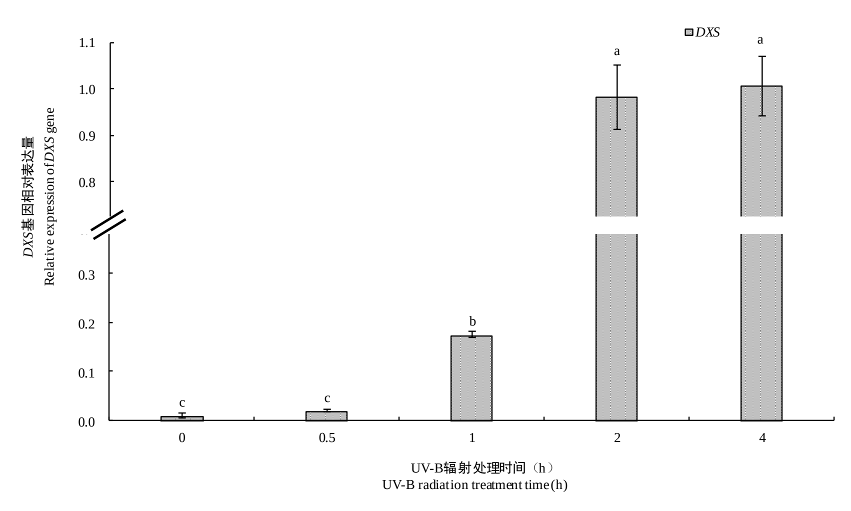


图 6　UV-B 辐射对神农香菊叶片 *DXS* 表达的影响

Fig.6 Effect of UV-B radiation on *DXS* gene expression of *Dendranthema indicum* var. *aromaticum* leaves

2.2 UV-B 辐射对神农香菊萜类物质合成的影响

MVA 途径参与植物萜类物质中倍半萜、三萜及多萜合成，而 MEP 途径参与单萜、二萜和四萜的生物合成。本试验主要研究位于 MVA 合成途径的倍半萜 α-荜澄茄油烯、1-石竹烯、去氢白菖烯和杜松萜烯，和位于 MEP 合成途径的单萜桉树脑、左旋樟脑、α-侧柏酮、崖柏酮和 β-侧柏酮。对 *HMGR*、*DXR*、*TPS*、*GPS*、*FPS*、*DXS* 表达量进行分析后，本研究选择变化较显著的 2 h 和 4 h 进行神农香菊次生代谢产物中的萜类物质合成量的检测。

由表 2 可知，位于 MVA 合成途径的烯萜类物质的相对含量随着 UV-B 辐射时间的延长呈现不同趋势的变化。α-荜澄茄油烯呈现先降低后升高的变化趋势，在 0、2、4 h 的相对含量分别为 17.04%、15.37%、18.05%；1-石竹烯呈先显著增加再减少的趋势，0、2、4 h 的相对含量分别为 2.61%、28.36%、21.32%。去氢白菖烯和杜松萜烯呈持续增长的趋势。去氢白菖烯在 0、2、4 h 的相对含量分别为 4.51%、5.32%、7.97%；杜松萜烯在 0、2、4 h 的相对含量分别为 0.7%、1.65%、3.16%。

随着 UV-B 辐射时间的延长，位于 MEP 合成途径的樟脑类桉树脑的相对百分含量呈持续升高的趋势，其 0、2、4 h 分别为 4.76%、5.93%、10.63%；左旋樟脑的相对含量呈持续

降低的趋势，在 0、2、4 h 分别为 6.04%，4.1%、2.1%。

MEP 合成途径中醇酮类物质 α-侧柏酮、崖柏酮和 β-侧柏酮的相对百分含量随着 UV-B 辐射时间的延长呈现先升高后降低的趋势，除 α-侧柏酮外 4 h 时的相对含量均高于 0 h。α-侧柏酮在处理 0、2、4 h 时的相对含量分别为 1.9%、2.63%、1.31%；崖柏酮 0、2、4 h 时的相对含量分别为 0.68%，1.01%，0.97%；β-侧柏酮在 0、2、4 h 时的相对含量分别为 6.34%、10.36%、8.36%。

表 2　UV-B 辐射下神农香菊叶片分泌物的相对含量

Table 2 Relative content of terpenoids in *Dendranthema indicum* var. *aromaticum* after UV-B radiation

分泌物	相对含量 Relative content（%）		
Rerpenoids	0 h	2 h	4 h
α-荜澄茄油烯 alpha cubebene	17.04	15.37	18.05
1-石竹烯 1-caryophyllene	2.61	28.36	21.32
去氢白菖烯 calamenene	4.51	5.32	7.97
杜松萜烯 cadinene	0.7	1.65	3.16
桉树脑 cajuputole	4.76	5.93	10.63
左旋樟脑 camphor	6.04	4.1	2.1
α-侧柏酮 alpha thujone	1.9	2.63	1.31
崖柏酮 thujone	0.68	1.01	0.97
β-侧柏酮 beta thujone	6.34	10.36	8.36

3．讨论

UV-B 辐射对植物的遗传物质造成影响，包括对植物基因表达的影响（Hartmann et al, 1998；Safrany et al, 2008）。Dolzhenko et al （2010）研究发现 UV-B 辐射会改变胡椒薄荷 *Mentha piperita* L.萜类物质生物合成基因的表达。本研究同样也发现 UV-B 辐射对神农香菊萜类物质合成相关基因 *HMGR*、*DXR*、*TPS*、*GPS*、*FPS*、*DXS* 的表达量均产生影响，并且不同的 UV-B 辐射时间对基因表达量产生不同程度的影响（齐艳等，2014）。MVA 途径中 *HMGR* 基因的表达量在 UV-B 辐射 4 h 内呈先升高后降低而 *FPS* 呈现持续上升。MEP 途径中的 *DXR*、*GPS* 和 *TPS* 基因在处理期间先升高后降低，*DXS* 却持续上升。根据这一结果推测 UV-B 辐射对分属于同一途径的不同基因的表达量产生的影响也不完全相同。

植物次生代谢产物的合成主要受合成途径中的一系列合成酶的活性和基因的表达量所决定（Broun，2004）。本研究发现 MVA 途径中，去氢白菖烯、杜松萜烯的相对含量与 *FPS* 基因表达量的变化趋势保持一致。1-石竹烯与 *HMGR* 的变化保持一致。MEP 合成途径中，α-

侧柏酮、崖柏酮、β-侧柏酮的相对含量呈现与 *DXR*、*GPS*、*TPS* 基因表达量相同的变化。桉树脑与 *DXS* 基因的变化一致。这些结果表明，UV-B 辐射通过影响各自途径中一些关键基因的表达量，进而在一定程度上影响了神农香菊萜类物质的合成量。在植物萜类物质代谢途径中，改变 MVA 和 MEP 两条萜类代谢途径的关键酶的表达量，可以影响下游代谢产物的合成量发生变化（Enfissi et al, 2005；Morris et al, 2006）。

本研究发现，UV-B 辐射对神农香菊萜类物质合成的相关基因表达量可产生一定的影响，而且在较短的辐射时间内对本研究中的酶基因表达量都有明显的促进作用，在研究的 4 h 内萜类合成相关基因的表达量均高于对照，但对不同种酶基因的促进程度不完全相同。在各自的合成途径中，本研究中的萜类物质大都呈现与该途径中的关键基因相同的变化趋势，在短期 UV-B 辐射下化合物合成量高于对照，呈现不同程度的促进作用。而位于 MVA 途径的 α-荜澄茄油烯在 4 h 内先降低后升高不同于 *HMGR*、*FPS* 这两个关键基因的变化趋势，位于 MEP 合成途径的左旋樟脑相对含量在 4 h 内持续降低不同于 *DXR*、*GPS*、*TPS* 和 *DXS* 的变化。这一结果说明萜类物质在各自的合成途径中不只是受一些关键基因的调控，而是有着更为复杂的分子机制，有关这一机制有待深入研究。

参考文献：

BROUN P, 2004. Transcription factors as tools for metabolic engineering in plants[J]. Curr Opin Plant Biol, 7(2): 202-209.

CHAPPELL J, 1995. The biochemistry and molecular biology of isoprenoid metabolism[J]. Plant Physiol, 107(1): 1-6.

DOLZHENKO Y, BERTEA CM, OCCHIPINTI A, et al, 2010. UV-B modulates the interplay between terpenoids and flavonoids in peppermint (*Mentha* × *piperita* L.)[J]. J Photochem Photobiol B-Biol,100(2): 67-75.

DUDAREVA N, ANDERSSON S, ORLOVA I, et al, 2005. The nonmevalonate pathway supports both monoterpene and sesquiterpene formation in snapdragon flowers[J]. Proc Nat Acad Sci USA, 102(3): 933-938.

ENFISSI E M A, FRASER P D, LOIS LM, et al, 2005. Metabolic engineering of the mevalonate and non-mevalonate isopentenyl diphosphate-forming Path ways for the production of health-promoting isoprenoids in tomato[J]. Plant Biothchnol J, 3(1): 17-27.

HARTMANN U, VALENTINE WJ, CHRISTIE JM, et al,1998. Identification of UV/blue light-response elements in the *Arabidopsis thaliana* chalcone synthase promoter using a homologous protoplast transient expression system[J]. Plant Mol Biol, 36(5): 741-754.

HE M, LIU YZ, ZHANG R, et al, 2015. *Dendranthema indicum* var. *aromaticum* epidermal hairs and glandular hair secretions[J]. J NE For Univ, 43(9): 117-120. [何淼，刘颖竹，张蕊，等，2015. 神农香菊表皮毛特征及腺毛分泌物成分[J]. 东北林业大学学报，43(9): 117-120.]

HU B, HONG L, LIU X, et al, 2012. Comparative study of the tissue-specific distribution of ABA from *Arachis hypogaea* L. and expression of the 9-CIS epoxycarotenoid dioxygenase 1 (AhNCED1) during plant development[J]. Biotechnol Biotechnol Equip, 26(5): 3201-3205.

JI BZ, LIU SW, TIAN L, et al, 2007. Advances in studies on juvenile hormone biosynthesis[J]. Chin Bull Life Sci, 19(1): 90-96.[嵇保中，刘曙雯，田铃，等，2007. 保幼激素生物合成研究进展[J]. 生命科学，19(1): 90-96.]

LIANG ZS, FANG YM, YANG DF, 2017. Biosynthesis segulation and metabolic engineering of terpenoids in Plants[J]. J Zhejiang Sci-Tech Univ (Nat Sci Ed) , 37(2): 255-264. [梁宗锁，方誉民，杨东风，2017. 植物萜类化合物生物合成与调控及其代谢工程研究进展[J]. 浙江理工大学学报(自然科学版)，37(2): 255-264.]

LIVAK KJ, SCHMITTGEN TD, 2001. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method [J]. Methods, 25(4): 402-408.

LIU QH, CHEN YL, LI GY, 1986. The research of introduction and propagation of *Dendranthema indicum* var. *aromaticum*[J]. J Wuhan Bot Res,4(1):105-106. [刘启红，陈英兰，李广彦，1986. 神农香菊引种和繁殖研究[J]. 武汉植物学研究，4(1): 105-106.]

LIU QH, ZHANG SP, 1983. A new variety of *Dendranthema* Gaertn from Shennongjia of Hubei[J]. J Wuhan Bot Res, 1(2): 237-238. [刘启宏，张树藩，1983. 神农架菊属一新变种[J]. 武汉植物学研究，1(2): 237-238.]

MALHOTRA N, KUMAR V, SOOD H, et al, 2014. Multiple genes of mevalonate and non-mevalonate pathways contribute to high aconites content in an endangered medicinal herb, *Aconitum heterophyllum* Wall[J]. Phytochemistry, 108(12): 26-34.

MARTIN DM, CHIANG A, LUND ST, et al, 2012. Biosynthesis of wine aroma: transcript profiles of hydroxymethylbutenyl diphosphate reductase, geranyl diphosphate synthase, and linalool/nerolidol synthase parallel monoterpenol glycoside accumulation in Gewürztraminer grapes[J]. Planta, 236(3): 919-929.

MORRIS WL, DUCREUX LJM, HEDDEN P, et al, 2006. Overexpression of a bacterial 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate synthase gene in potato tubers perturbs the isoprenoid metabolic network: implication for the control of the tuber life cycle[J]. J Exp Bot, 57(12): 3007-3018.

PU XH, YUE XA, AN LZ, 2017. The response of plant to UV-B radiation[J]. Sci Sin Vitae , 47(8): 818-828. [蒲晓宏，岳修乐，安黎哲，2017. 植物对 UV-B 辐射的响应与调控机制[J]. 中国科学：生命科学，47(8):818-828.]

QI Y, XING YY, ZHENG H, et al, 2014. UV-A and UV-B involved in induction and regulation of anthocyanin biosynthesis in cabbage[J]. J Chin Agric Univ, 19(02):86-94. [齐艳，邢燕霞，郑禾，等，2014. UV-A 和 UV-B 提高甘蓝幼苗花青素含量以及调控基因表达分析[J]. 中国农业大学学报，19(02):86-94.]

SAFRANY J, HAASZ V, MATE Z, et al, 2008. Identification of a novel cis-regulatory element for UV-B-induced transcription in *Arabidopsis*[J]. Plant J, 54(3): 402-414.

SEARLES PS, FLINT SD, CALDWELL MM, 2001. A meta-analysis of plant field studies simulating stratospheric ozone depletion[J]. Oecologia, 127(1): 1-10.

TANG L, MA X, ZHOU ZQ, 2014. An evolutionary study of plant terpene synthases[J]. J SW Univ (Nat Sci Ed) , 36(4): 89-96. [唐亮，马香，周志钦，2014. 植物萜类合成酶的进化研究[J]. 西南大学学报(自然科学版)，36(4): 89-96.]

ZHANG L, LIN SQ, HU YL, et al, 2013. Cloning of *DXR* gene and its expression analysis during fruit ripening in Loquat[J]. J Fruit Sci, 30(4): 563-566. [张玲，林顺权，胡又厘，等，2013. 枇杷 *DXR* 基因的克隆及其在果实成熟过程中的表达分析[J]. 果树学报，30(4): 563-566.]